Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser

von

Prof. **Ed. Hackel.**

(Mit Tafel III.)

Die Morphologie des Grasährchens ist in unserem Jahrhundert einer der am lebhaftesten discutirten Punkte der systematischen Botanik gewesen; eine lange Reihe diesbezüglicher Publicationen, zum Theil von den hervorragendsten Botanikern des Jahrhunderts herrührend, giebt davon Zeugniss[1]. In der ersten Hälfte des Säculum's war es hauptsächlich die Bedeutung der beiden sogenannten Blütenspelzen, welche lebhaft discutirt wurde. Mit Röper's klassischer Arbeit »Zur Flora Mecklenburg's« (1844) ist nach dieser Richtung hin ein Abschluss erzielt worden, obgleich selbst in unseren Tagen noch abweichende Ansichten, z. B. über die Natur der palea superior verfochten werden[2].

Die Blütenschüppchen (lodiculae v. squamulae) wurden anfangs nur selten in die Discussion gezogen. Seit Robert Brown (General Remarks, 1814) wurden sie fast allgemein als Rudimente eines Perigonwirtels aufgefasst und nur darüber debattirt, ob neben dem vorhandenen noch ein unterdrückter äußerer anzunehmen sei oder nicht. Unter den Forschern, welche die Perigon-Natur dieser Gebilde behaupten, nenne ich Link, Nees v. Esenb., De Candolle, Schleiden, Naegeli, Röper, Doell (vor 1868) Payer, Sachs etc. Die erste hievon abweichende Ansicht sprach Turpin[3]) aus, der die

---

1) Ich verweise hier auf die sorgfältige Zusammenstellung und kritische Beleuchtung der älteren Litteratur dieses Gegenstandes in Wigand's Botanischen Untersuchungen IV. Beitrag zur Morphologie der Grasblüte aus der Entwicklungsgeschichte, Braunschweig 1854, sowie auf Eichler's Blütendiagramme I. Theil, worin namentlich die neueren Publicationen vollständig aufgeführt und benützt sind.

2) Siehe Godron, Études morphologiques sur la famille des Graminées. Revue des Sciences Naturelles. Montpellier 1879.

3) Memoire sur l'inflorescence des Cypéracées et Graminées in Ann. d. Mus. d'hist. nat. 1819. T. V, p. 426.

Lodiculae als Staminodien deutete, ohne dass ihm darin jemand gefolgt wäre. Auf Raspail's [1]) sonderbare naturphilosophische Ansichten einzugehen, lohnt sich heute nicht mehr der Mühe; hingegen müssen hier die wenig beachteten Ansichten von Cruse (Linnaea V, p. 319 [1830]) erwähnt werden, der gleichfalls in der speculativen Manier jener Zeit die Morphologie des Grasährchens behandelte und dabei zu dem Schlusse kam, dass die vorderen Lodiculae die Nebenblätter eines unterdrückten median nach vorn gestellten Hauptblattes seien; die hintere Lodicula, wenn vorhanden, entspräche einem damit alternirenden Hauptblatte, dem die Nebenblätter fehlen; somit setzen die Lodiculae nach Cruse die Distichie der Spelzen weiter fort.

Kunth (Handbuch der Botanik p. 220 [1831]) trat zuerst mit der Ansicht hervor, dass die Lodiculae nichts als freigewordene Nebenblätter (resp. Ligularbildungen) der Vorspelze seien. Diese Ansicht, welche ihr Autor nicht durch bestimmte Gründe stützte, blieb desshalb lange unbeachtet; erst im Jahre 1854 wurde sie von Wigand (in der oben citirten Abhandlung) wieder aufgenommen und durch das Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Organe zu stützen gesucht. Nach seinen Untersuchungen treten die Lodiculae zuerst als sanfte rundliche Erhebungen zu beiden Seiten des vorderen Staubfadens auf gleichem Niveau mit der Vorspelze auf, und später als diese. Die beiden Erhebungen verlaufen von Anfang an in je einen Rand der Vorspelze, geben dabei die rundliche Form auf und erscheinen als ohrförmige Erweiterungen derselben. Auch wenn sie durch einen ziemlich tiefen Einschnitt von der Vorspelze getrennt werden, gehe dieser doch nicht bis auf den Grund und es bleibe immer noch Blattsubstanz dazwischen, welche sie verbindet. Später werden die Lodiculae selbstständiger, indem sie sich zwischen die Ränder der Vorspelze und die Staubfäden schieben; allein selbst im ausgebildeten Zustande könne man noch den gleich hohen Ursprung und den Zusammenhang mit der Vorspelze nachweisen. Bei Oryza seien die Lodiculae der Vorspelze angewachsen; bei Ichnanthus fänden sich, wie schon Kunth angab, analoge Gebilde an der Deckspelze. Auf Taf. IV, welche Wigand's Abhandlung begleitet, sind die Jugendzustände der Lodiculae von Poa annua, Bromus arvensis, Apera Spica Venti, Avena sativa und Secale cereale dargestellt. Payer (Traité de l'organogénie comparée de la fleur. 1857. T. 148), der gleichfalls die Entwicklungsgeschichte der Grasblüte studirte, kam auf Grund derselben zu anderen Resultaten, welche lediglich den Anschauungen R. Brown's und Röper's entsprechen. In seinen Darstellungen (besonders Fig. 7, 8, 19, 40) treten die Lodiculae zuerst als etwa halbkugelige Höcker zu beiden Seiten des vorderen Staubgefässes vollkommen unabhängig von der Vorspelze auf,

1) Annales d. sc. nat. IV, p. 271, 422; V, 287, 433.

deren vordere Ränder sogar unterhalb der Lodicular-Anlagen vorübergehend und daselbst scharf abgegrenzt dargestellt sind. Zu ähnlichen Resultaten hatten die um 2 Jahre älteren Untersuchungen Schacht's (Microskop, II. Aufl., p. 170 [1855]) geführt.

So stand die Frage über die Natur der Lodiculae, als im Jahre 1867 Dr. M. Schenck in Siegen mit neuen Beobachtungen hervortrat[1]).

Das Resultat derselben fasst er folgendermaßen zusammen: »Die beiden bisher bekannten, über der Tragspelze stehenden Lodiculae sind fortan als untere (oder vordere) zu bezeichnen, da außer ihnen bei vielen Gräsern noch zwei obere (oder hintere) vorkommen. Letztere sind am vollkommensten ausgebildet bei Molinia caerulea, bei welcher sie, an den Seiten der Blütenaxe und beträchtlich höher als die unteren Lodiculae angeheftet, die Seiten des Fruchtknotens fast bis zu dessen vorderer und hinterer Mitte bedecken. Bei Festuca und Lolium sind sie viel schmäler und mit dem unteren Theile ihres vorderen Randes an die hintere Fläche der unteren Lodiculae angewachsen; der obere freie Theil überragt den hinteren Rand der letzteren und erscheint bei oberflächlicher Betrachtung als ein Anhängsel derselben, daher die Ausdrücke: »lodiculae inaequaliter bifidae, vel lobo, v. dente laterali auctae« in den Gattungscharakteren z. B. in Nees gen. germ. Bei Brachypodium, Triticum, Secale, Elymus u. A. verwächst der ganze vordere Rand der hinteren Lodiculae oben mit dem hinteren Rande, unten mit der hinteren Fläche der unteren Lodicula; erstere ist aber stets an der höheren Insertion zu erkennen; ebenso bei Sesleria, wo sich beide Lodiculae noch dadurch unterscheiden, dass die vordere nach oben in mehrere lang zugespitzte, gewimperte Zipfel ausgeht, während die Lappen der hinteren stumpf und kahl sind. Bei Avena sind die oberen Lodiculae sehr kurz, noch kürzer bei den Bromi secalini. Von solchen Gräsern, bei welchen eine hintere Lodicula bisher bekannt ist, stand nur Piptatherum multiflorum zur Verfügung; die Zartheit seiner Blütentheile erschwert zwar die Untersuchung sehr, doch glaubt Referent auch hier zu beiden Seiten der hinteren Lodicula zwei mit dem Grunde derselben verwachsene Blättchen gesehen zu haben, welche sich nach den Seiten des Fruchtknotens wenden und sich an die hintere Fläche der vorderen Lodiculae anlegen. Die höhere Insertion der hinteren Blättchen ist auch hier sehr deutlich. Nach diesen Mittheilungen wird Röper's Theorie (s. o.) nicht beibehalten werden können. Das Vorkommen bei Piptatherum lässt vermuthen, dass wie bei den hinteren, so auch bei den vorderen Lodiculae eine fehlgeschlagene

1) Verhandlungen des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande und Westfalens 1867, p. 111. Ich erlaube mir den hier einschlägigen Theil der Arbeit wörtlich anzuführen, da dieselbe nicht Jedermann leicht zugänglich sein dürfte; ich verdanke ihre Kenntniss der Güte des Verfassers, der sie mir vollständig kopirte.

Mitte zu ergänzen ist, und da die 3 hinteren Blättchen an ihrem Grunde zu einem Blatte verwachsen und auch die vorderen Lodiculae zuweilen ganz, mindestens aber am Grunde verwachsen sind, so muss man vielleicht die Lodiculae beider Seiten als je ein Blatt ansehen, von welchem nur die Seitentheile zur Entwicklung kommen, die Mittelrippen aber immer oder fast immer unterdrückt sind. Bei dieser Annahme würde man zwei alternirende und die Alternation der Spelzen fortsetzende Lodicularblätter erhalten. (Vergl. die Hypothese von Cruse, Linnaea V)«. Es ist zu bedauern, dass Herr Dr. Schenck seiner Abhandlung keine Abbildungen beigab, und nur seiner echt wissenschaftlichen Liberalität, mit der er mir sorgfältige Kopien seiner Aufnahmen nach der Natur zur Verfügung stellte, habe ich es zu verdanken, dass ich seine Beobachtungen Punkt für Punkt zu controliren in der Lage war. Nach seinen brieflichen Mittheilungen (Juni 1878) weicht übrigens Dr. Schenck von der oben vorgetragenen Auffassung gegenwärtig insofern ab, als er die beiden von ihm aufgefundenen oberen Lodiculae mit der median hinteren als zu einem dreigliedrigen inneren Perigonwirtel gehörig, die beiden unteren (vorderen) Lodiculae aber als vorderes Glied eines äußeren Perigonwirtels betrachtet, dessen hintere Glieder entweder als unterdrückt anzunehmen, oder in der Vorspelze zu suchen seien.

Die Beobachtungen Schenck's fanden lebhafte Beachtung. Insbesondere war es Alex. Braun, der sich dafür interessirte[1]) und, obwohl er keine selbstständigen Beobachtungen gemacht zu haben scheint, sie zu einer Theorie der Grasblüte verwerthete, welche nach seinen brieflichen Mittheilungen in Eichler's Blütendiagrammen II. Band (Berichtigungen und Zusätze zum I. Theil) wiedergegeben ist, und welche genau mit derjenigen übereinstimmt, die mir Dr. Schenck in seinen Mittheilungen als seine gegenwärtige Ansicht bezeichnete; nur dass von einer möglichen Betheiligung der Vorspelze am äußeren Perigon nicht die Rede ist.

Andererseits fanden die Beobachtungen Schenck's lebhafte Beachtung bei Doell[2]). Dieser um die Agrostologie besonders verdiente Morphologe combinirte die Angaben Schenck's mit denen Wigand's und bildete sich daraus seine eigene Ansicht. Es muss übrigens bemerkt werden, dass Doell sich anfangs (34. Jahresber. p. 57) der Wigand'schen Theorie gegenüber noch ablehnend verhielt und sogar einige Gründe gegen dieselbe vorbrachte. Im 36. Jahresberichte hingegen formulirt er seine Anschauung dahin (p. 23): Man hat zweierlei Schüppchen zu unterscheiden: Stipularschüppchen und Perigonialschüppchen. Erstere entstehen durch Lostren-

1) Siehe auch seinen Bericht darüber in Bot. Zeitg. 1868, p. 870.

2) Über die Grasblüte. Im 34. Jahresberichte des Mannheimer Vereins für Naturkunde (1868). — Zur Erklärung der Grasblüte. Im 36. Jahresbericht desselb. Vereines (1870).

nung von den Rändern der Vorspelze. In verschiedenen Fällen (Oryza, Zea, Solenachne) seien die verschiedenen Stufen des Zusammenhanges noch nachweisbar. Hieran knüpft Doell eine Eintheilung der Stipularschüppchen in squamulae anticae (collaterales) internae et externae, und in squ. laterales. Erstere entstünden durch Umschlagen der Ränder der Vorspelze, ohne dass sich diese bedeutend nach der Seite hin ausdehnen; haben sich die Ränder dabei nach innen umgebogen, so bilden sich die squamulae anticae internae; haben sie sich hingegen nach außen umgeschlagen, die squamulae anticae externae. Für die ersteren werden Triticum, Avena, Lolium, für die letzteren »viele Paniceen« als Beispiele genannt. Durch sehr weit nach den Seiten zurückgeschlagene Ränder der Vorspelze entstünden die squamulae laterales, welche stets nur auf der Innenseite der Vorspelze gefunden werden. Die squamulae anticae verwachsen häufig zu einer squamula unica. Von ganz anderer Art seien die einen 3zähligen Cyclus bildenden Schüppchen der Stipaceen, Bambusaceen und einiger mit ihnen verwandter Gattungen, z. B. Pariana. Sie bekunden schon dadurch ihre Verschiedenheit von den Stipulargebilden, dass sie mit und neben denselben in der nämlichen Blüte vorkommen. Die Arten von Pariana und Bambusa haben dadurch in der Regel 5 squamulae, 2 Stipular- und und 3 Perigonialschüppchen. Bei Pariana wurden sogar einmal deren 7 gefunden, ohne Zweifel infolge einer Faltung. Bei der Mehrzahl der europäischen Gräser seien jedoch die vorderen Perigonialschüppchen mit den Stipularschüppchen verwachsen, wodurch die Beobachtung erschwert werde; an frischen Pflanzen gelinge es jedoch in den meisten Fällen, beiderlei Schüppchen wohl zu unterscheiden; die längst beschriebenen Verschiedenheiten ihrer Gestaltung hätten eben in solchen Verwachsungen ihren Grund.

In seiner Bearbeitung der Gräser für die Flora brasiliensis (I. Band, p. 3 et adn.) hat Doell diese Ansichten von neuem ausgesprochen und angegeben, dass er bei manchen Gräsern, z. B. bei Ichnanthus breviglumis das Ablösen der squamulae von den Rändern der Vorspelze je nach dem Alter der Blüte in verschiedenen Graden beobachtet hat, so dass zuerst die Spitze der Lodicula von der Basis der Vorspelze durch eine quer nach innen verlaufende Furche getrennt werde, welche sich später durch das Zerreissen der trockener werdenden Membran nach unten verlängere. Im II. Bande der Gramineae brasilienses hingegen finden sich Stellen, welche beweisen, dass Doell sich mittlerweile der oben angeführten Braun-Schenck'schen Theorie genähert hat, indem z. B. (p. 111 in adn.) von der einzigen vorderen Lodicula von Glyceria und Melica gesagt wird, dass sie zu einem äußeren Perigonkreise zu gehören scheine, dessen hintere Glieder in gewissen, bei Pariana zu beobachtenden Schüppchen, zu suchen seien; ähnliches wird bei Urachne und den Stipaceen überhaupt

gesagt. EICHLER (Blütendiagramme I, p. 127) schließt sich nach einem erschöpfenden und kritischen Resumé der oben besprochenen Arbeiten SCHENCK's und DOELL's der Ansicht des letzteren an; in den Berichtigungen und Zusätzen zum I. Theile (II. Theil, p. XI) giebt er jedoch zu, dass die daselbst referirte Ansicht AL. BRAUN's den vorkommenden Erscheinungen befriedigende Rechnung trägt und die Struktur der Grasblüte in bessere Übereinstimmung mit den verwandten Familien bringt, als seine frühere.

Ich war genöthigt, die Geschichte der Ansichten über die Natur der Lodiculae so ausführlich zu geben, damit sich der Leser ein klares Bild von dem heutigen Stande dieser Frage machen könne. Man wird daraus entnehmen, dass die Ansichten über diesen Gegenstand noch keineswegs geklärt sind, dass sie vielmehr weit auseinander gehen und dass selbst so erfahrene Morphologen wie EICHLER und DOELL in ihren Ansichten Schwankungen aufweisen.

Um daher über diese wichtige Frage in's Reine zu kommen, blieb mir nichts übrig, als alle von den verschiedenen Beobachtern angeführten Thatsachen einer nochmaligen sorgfältigen Prüfung zu unterziehen, alle Untersuchungen gründlich zu wiederholen. Ich habe daher nicht allein die Lodiculae bei der Mehrzahl der europäischen und einigen exotischen Gattungen im lebenden Zustande und zwar im Moment der vollen Anthese genau untersucht, sondern ich habe auch von einer großen Zahl von Arten (s. u.) die Entwicklungsgeschichte der Lodiculae vom ersten Sichtbarwerden bis zur Ausbildung studirt. Ich bedaure, dass meine Beobachtungen sich nicht auf eine größere Anzahl exotischer Gattungen erstrecken konnten; allein, wie schon DOELL richtig hervorhebt, muss man diese Verhältnisse an lebenden Pflanzen studiren; Herbarexemplare geben darüber wenig und oft sehr verwirrende Auskunft; ich war daher darauf angewiesen, mir das Material für meine Untersuchungen durch eigene Culturen zu verschaffen, von denen mir aber jene der Exoten nur in sehr beschränkter Ausdehnung gelungen sind. Ich bemerke übrigens, dass die entwicklungsgeschichtlichen Studien sämmtlich an cultivirten Exemplaren gemacht wurden; nur so ist es möglich, die richtige Determination der Objecte zu verbürgen.

1. Entwicklungsgeschichte der Lodiculae.

Bevor ich in das Detail meiner Beobachtungen eingehe, sei es mir erlaubt, einige Worte über den Werth entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen für die Entscheidung der vorliegenden Frage auszusprechen. Wie wir gesehen haben, ist das erste Auftreten der Lodiculae von zwei hervorragenden, mit entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen sehr ver-

trauten Forschern ganz verschieden beschrieben, abgebildet und gedeutet worden. Schon diese Thatsache war geeignet, mir bei meinen eigenen Beobachtungen besondere Vorsicht und Zurückhaltung zu empfehlen. Als ich nun im Verlauf meiner Untersuchungen, die ich im Sommer 1879 begann, wiederum zu ganz anderen Resultaten kam, als Payer und Wigand, habe ich dieselben nicht sofort für sicher gewonnen erachtet, sondern den Sommer 1880 abgewartet, in welchem ich Gelegenheit hatte, meine Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Arten zu wiederholen, und meine Resultate nochmals genau zu prüfen. Da ich sie nun aber vollinhaltlich bestätigt fand, lege ich sie im Vertrauen auf die Sorgfalt, die ich darauf verwendet habe, dem botanischen Publikum vor und hoffe, dass spätere Untersuchungen Anderer sie bestätigen werden. Der Umstand, dass 3 Beobachter von demselben Gegenstande 3 verschiedene Darstellungen geben, beweist nach meiner Ansicht noch nicht, dass man überhaupt auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte zu keinen sicheren Resultaten gelangen könne; er beweist nur, dass die Beobachtung hier mit außergewöhnlichen Schwierigkeiten zu kämpfen habe, und »dass die Entwicklungsgeschichte gleichfalls ein Feld der Irrthümer und Willkür darbietet, so gut wie jede andere Beobachtungsweise, und die auf diesem Wege gewonnenen Resultate werden ebenso gut als andere morphologische Forschungen erst mit der Zeit, indem sie durch mehrere Hände gegangen sind, Bewährung und allgemeine Anerkennung finden«. Diese Worte, welche Wigand's oben citirter Abhandlung entnommen sind, wird jeder gern unterschreiben, der sich mit dergleichen Untersuchungen beschäftigt hat. Die Resultate der Entwicklungsgeschichte dürfen übrigens durchaus nicht die alleinigen Grundlagen für eine Theorie der Bedeutung der Lodiculae bilden, sie sollen nur die aus dem Vergleich der fertigen Zustände vieler Gattungen erschlossenen gemeinsamen Züge ergänzen, indem sie jene Abweichungen, welche erst einem späteren Entwicklungsstadium gehören, zu eliminiren gestatten.

Die von mir zur Untersuchung gewählten Arten, welche fast alle Tribus der Familie repräsentiren, waren folgende: Phleum pratense L., Sesleria caerulea Ard., Eleusine Coracana Gaertn., Panicum miliaceum L., Setaria glauca P.B., Sorghum nigrum (Kth.), Zea Mays L. ♂, Calamagrostis Epigeios Rth., Stipa capillata L., Lasiagrostis splendens Kth., Molinia caerulea Mnch., Avena pratensis L., Koeleria cristata Pers., Glyceria plicata Fr., Melica ciliata L., Poa alpina L., Festuca arundinacea Schreb., Festuca gigantea Vill., Bromus erectus Huds., Ceratochloa unioloides P.B., Secale cereale L., Triticum vulgare Vill., T. polonicum L., Hordeum bulbosum L., H. distichon L., Brachypodium pinnatum P.B., Lolium perenne L.

Von allen diesen Arten habe ich das erste Auftreten der Lodiculae be-

obachtet, aber nur bei einer beschränkten Anzahl die weitere Entwicklung bis zur vollkommenen Ausbildung verfolgt, da ich bald sah, dass der Verlauf dieser Zwischenstadien wenig Verschiedenheiten bietet. Außer den genannten 26 Arten habe ich auch noch Anthoxanthum odoratum L. und Alopecurus pratensis L. untersucht in der Hoffnung, die den entwickelten Blüten dieser Gräser fehlenden Lodiculae vielleicht in der ersten Anlage nachweisen zu können, was jedoch nicht gelang; es wird nicht die geringste Anlage derselben sichtbar.

Zur leichtern Controle meiner Beobachtungen muss ich noch einige Andeutungen über meine Methode der Präparation und Beobachtung voraussenden. Hatte ich eine Blütenanlage gefunden, die mir das gesuchte Stadium darzubieten schien (s. u.), so trennte ich sie zunächst von den übrigen desselben Ährchens oder den Hüllspelzen, legte sie dann unter dem Präparirmikroskop auf den Rücken der Deckspelzenanlage, so dass mir die Hinterseite der Blütenanlage zugekehrt war, löste dann mit einer schneidigen Nadel die nach hinten herumgreifenden Ränder der Deckspelzenanlage ab, wodurch es möglich wird, dieselbe ohne viel Zerrung und Druck, welcher die zarten Lodicularanlagen verunstalten würde, von der Vorderseite der Blütenanlage, der sie fest anliegt, etwas zu entfernen. Hat man genügend Zwischenraum gewonnen, so führt man in denselben die schneidige Nadel ein und schneidet die Spelzenlage am Grunde senkrecht durch; oder man legt die ganze Blütenanlage flach auf die Hinterseite und führt einen Horizontalschnitt am Grunde der Deckspelzenanlage. In meinen Abbildungen ist die Deckspelze immer nach der ersteren Art entfernt dargestellt; Payer zeichnet sie stets unversehrt nach vorn zurückgeschlagen, was mir nie herzustellen gelungen ist. Hat man nun die Deckspelzenanlage vorsichtig entfernt, so sieht man auf der vorderen Seite der Anlage zunächst das vordere Staubgefäss und an dessen Grunde die Anlage der Lodiculae sowie die herumgreifenden Ränder der Vorspelze. Würde man sich mit dieser Ansicht begnügen, so würde man niemals einen richtigen Einblick in die Gestaltverhältnisse der jüngsten Anlage der Lodiculae gewinnen. Es ist dazu absolut nothwendig, das Präparat aufzurichten und von oben zu betrachten; eine vollkommen senkrechte Stellung ist jedoch nicht brauchbar, weil hiebei die Anlage des vorderen Staubgefäßes störend nach vorn vorspringt. Man fixirt also das Präparat in einer mehr intermediären Stellung durch Anlehnen an einen anderen Gegenstand, und zeichnet es sodann. Ich brauche wohl nicht zu bemerken, dass die Umrisse aller meiner Zeichnungen mittelst der Camera hergestellt sind; ein Blick auf die Payer'schen Figuren genügt, um denjenigen, der diese Objecte in natura gesehen hat, zu überzeugen, dass dies bei Payer's Bildern nicht geschehen ist, dass sie aus freier Hand ausgeführt wurden und mehr eine Illustration der Ansicht, welche der Autor sich vorher gebildet hatte, darstellen. Natürlich ist das bis zu einem gewissen Grade

bei jedem Beobachter der Fall; jeder stellt dar, was er zu sehen glaubte; aber das Zeichnen mit der Camera verbürgt wenigstens richtige Proportionen in allen Theilen des Bildes, und diese gehen den Payer'schen Darstellungen häufig ab.

A. Erstes Sichtbarwerden der Lodiculae. Wie schon Wigand und Payer übereinstimmend angegeben haben, erscheinen die Lodiculae nicht nur später als die Vorspelze, sondern auch als die Staubgefäße. Die abweichende Angabe Schacht's (Mikroskop, II. Aufl. p. 178) beruht daher wohl auf ungenauer Beobachtung. Fig. 1 stellt eine solche Blütenanlage vor. Die Staubgefäße (*st*) erscheinen als sanfte Höcker von weniger als halber Kugelform; die Anlage der Vorspelze (*v*) greift in Form zweier stumpfer Höcker auf die Vorderseite der Blüte herum. Fig. 2 stellt das Präparat von oben gesehen dar. Von den Lodiculis ist noch keine Spur zu sehen. Erst wenn die Staubgefäßanlagen etwa halbe Kugelgestalt gewonnen haben (Fig. 3), bemerkt man am Grunde des vorderen Staubgefäßes unmittelbar über den Vorspelzenrändern rechts und links je eine sehr sanfte Erhebung (*l*, *l*) und diese beiden Erhebungen sind durch einen von vorn gesehen, kaum bemerkbaren, erst beim Aufrichten des Präparates deutlich werdenden, sehr flachen Wulst mit einander verbunden. Dieser Wulst entsteht ganz gleichzeitig mit den beiden seitlichen Erhebungen, welche eben nur seine beiden äußersten Ränder sind.; diese entwickeln sich nämlich gleich anfangs stärker, weil für ihr Wachsthum mehr Raum vorhanden ist, als für die Mitte, die einerseits durch die in der Entwicklung vorauseilende Staubgefäßanlage, andererseits durch die hier fest anliegende jugendliche Deckspelze in ihrem Wachsthum gehemmt zu sein scheint. Die Fig. 4 zeigt diesen Wulst (etwas schief) von oben betrachtet, wobei seine verschiedene Dicke in der Mitte und an den Seiten deutlich wird. In einem wenig älteren Stadium (Fig. 5), das sich dadurch characterisirt, dass die Antheren bereits volle Kugelgestalt gewonnen haben, hat sich jener Wulst, welcher die Anlage der Lodiculae vorstellt, weiter gebildet; er ist jetzt auch in der Mitte stärker ausgesprochen und leichter wahrnehmbar. Seine Zellen wölben sich sehr sanft papillenartig nach außen, so dass sie auch in der Flächenansicht unterscheidbar begrenzt erscheinen. (In den Figuren 3 u. 5 habe ich dies durch eine leichte Kerbung des Contour anzudeuten gesucht, der Contour des Wulstes ist aber in Fig. 3 u. 4 in der Zeichnung immer noch schärfer als in natura, namentlich in der Mitte). Im nun folgenden Stadium der Fig. 6 beginnt die Mitte des Walles in ihrem Wachsthum zurückzubleiben; die Flügel wachsen allein weiter und zwar anfangs nur langsam; so zeigt Fig. 7 ein schon bedeutend vorgeschrittenes Stadium mit deutlich erkennbaren Antherenfächern, in welchem nichtsdestoweniger die Seiten der Lodicular-Anlage nur wenig die Mitte überragen. Erst wenn die Blüte etwa die Hälfte ihrer definitiven Größe erreicht hat, beginnt ein

rascheres Wachsthum der beiden Seiten und die Lodiculae eilen nun ihrer endgültigen Ausgestaltung (Fig. 18, 18[a]) entgegen. Aber auch im Endstadium ist das Mittelstück der Anlage, das im Wachsthum zurückgeblieben ist, noch deutlich wahrnehmbar. Die soeben vorgeführten Figuren sind nach Präparaten von Festuca gigantea Vill. gezeichnet; es möge mir gestattet sein, auch einige Entwicklungsstadien von Lasiagrostis splendens Kth. (Fig. 8—12) wiederzugeben. Hier tritt die Wulstform der ersten Lodicular-Anlage noch deutlicher hervor, selbst in der Mitte, wie aus der Ansicht von oben (Fig. 9) zu ersehen ist; besonders werthvoll ist aber diese Species für unsere Untersuchung, weil bei ihr das Verhalten der nach vorn übergreifenden Ränder der Vorspelze zur Lodicular-Anlage viel klarer ist, als bei Festuca gigantea. So lange bei dieser die Lodiculae noch nicht angelegt sind, erscheinen diese Ränder als 2 sanfte Vorsprünge, welche scheinbar in die Basis der Staubgefäßanlage verlaufen. Sobald nun die Lodiculae erscheinen, haben sich diese Vorsprünge ein wenig schärfer ausgeprägt, und zwischen sie und die Basis des Staubgefäßes sind jene zwei Erhebungen eingeschaltet worden, welche wir als die Flügel der Lodicular-Anlage bezeichnet haben. Wer den anfangs so schwer erkennbaren Wulst übersieht, kann allerdings jene seitlichen Erhebungen mit Wigand für Ausgliederungen der schon vorher gebildeten Vorspelzenränder halten, wenigstens hier bei Festuca gigantea, viel weniger wird er auf diese Deutung verfallen, wenn er Präparate von Lasiagrostis splendens untersucht, nicht allein, weil hier der Wulst überhaupt nicht leicht der Beobachtung entgehen kann, sondern auch, weil hier die Lodicular-Anlage gleich anfangs viel höher inserirt und durch einen deutlichen Einschnitt von der Vorspelze gesondert erscheint. Der Grund hiefür liegt darin, dass die Vorspelze hier schon frühzeitig stärker wächst und breiter inserirt ist, als bei den meisten anderen Gräsern (ausgenommen Stipa), da sie nämlich im erwachsenen Zustande vorn mit ihren Rändern geradezu übereinandergreift. Je schwächer die Vorspelze im ausgebildeten Zustande überhaupt entwickelt ist und je weniger sie in demselben nach vorn übergreift, desto langsamer entwickelt sie sich gleich anfangs und desto weniger scharf scheidet sich in der Vorderansicht ihr Rand von der Lodicular-Anlage. Desshalb sind Präparate von Sorghum, Setaria, Secale weniger geeignet über diese Verhältnisse Klarheit zu verschaffen, als solche von Lasiagrostis.

Die höhere Insertion der Lodicular-Anlage gegenüber den Vorspelzenrändern ist übrigens nicht blos bei Lasiagrostis und Festuca, sondern bei allen von mir untersuchten Gräsern deutlich zu Tage getreten, und entspricht daher die Versicherung Wigand's, dass die Lodiculae auf gleicher Höhe mit den Vorspelzenrändern angelegt würden, nicht den

Thatsachen[1]. Nach meinen Beobachtungen muss ich also schließen, dass die Lodicular-Anlage durchaus selbstständig an der Axe, nicht aber an den Rändern der Vorspelze hervortritt. Ich habe besondere Sorgfalt darauf verwendet, zu eruiren, ob nicht zwischen dem Stadium der Fig. 1 und dem der Fig. 3 ein Zustand liege, in welchem etwa die beiden seitlichen Erhebungen *ll* als selbstständige, rundliche Höcker erscheinen, wie sie Payer in seinen Figuren dargestellt hat, und sich dann etwa durch seitliche Verbreiterung in der Mitte vereinigen würden. Ich konnte jedoch niemals ein solches Stadium auffinden, immer war, sobald überhaupt eine Anlage der Lodiculae sichtbar wurde, auch der verbindende Wulst nachzuweisen, wenngleich nicht immer leicht. Bei manchen Arten, z. B. bei Bromus erectus, Secale cereale, Avena pratensis ist die Mittelpartie desselben überhaupt so schwach ausgebildet und stellt so zeitig ihr Wachsthum ein, dass es nur durch Emporheben des Präparates in die halbaufgerichtete Lage und entsprechend einfallendes Licht möglich ist, sie sichtbar zu machen; hier eilen die Seitenpartieen rasch im Wachsthum voraus; die ausgebildeten Lodiculae zeigen dann auch nur Spuren eines verbindenden Mittelstücks. Das gerade Gegentheil davon findet sich bei zwei Gramineen-Gattungen, welche schon lange den beschreibenden Botanikern dadurch aufgefallen sind, dass ihre Lodiculae im entwickelten Zustande zu einer einzigen »verwachsen« sind, nämlich Glyceria sens. str. (excl. Atropis Grsb.) und Melica. Hier tritt schon in der ersten Anlage der Wulst in der Mitte gleich stark hervor, wie an den Seiten, die Mitte ist hier (wenigstens bei Melica) emporgewölbt, die Seiten flach, der Wulst von oben gesehen beträchtlich und überall gleich dick. Die Form der Anlage ist also so wie die in Fig. 5 dargestellte, nur findet sich diese Form schon in einem etwas früheren Stadium. In der weiteren Entwicklung gehen Melica und Glyceria ein wenig auseinander. Bei ersterer wächst der einmal angelegte Wulst in allen seinen Theilen gleichmäßig weiter; das Endproduct, die ausgebildete Lodicula, hat daher ganz ebenso die Form eines in der Mitte etwas erhöhten Wulstes wie die erste Anlage (vergl. z. B. Fig. 5 mit T. XXVI. f. 1 et 2 in Kunth's Agrostogr.). Bei Glyceria (plicata), deren Lodicular-Anlage ganz jener von Festuca gigantea gleicht, wächst die Mittelpartie zwar weiter, aber nicht im gleichen Tempo mit den Flügeln; später, kurz vor dem Aufblühen, gleicht sich dies wohl aus, und die Lodicula erscheint ganz und überall gleichhoch, aber auf der Innenseite derselben zeigt sich in der Mitte ein tiefer Eindruck, so dass daselbst die Lodicula viel dünner ist (vergl. T. XXIV. f. 2 in Kunth's Agrost.). Da nun eben an der Stelle jener Impression das vordere Staub-

[1] Auch im ausgebildeten Zustande kann man sich von der höheren Insertion der Lodiculae leicht überzeugen, wenn man einen Querschnitt durch die Basis der Vorspelze führt, diese fällt sodann ab, die Lodiculae hingegen bleiben an der Axe stehen.

gefäß steht, welches in seiner Entwicklung der Lodicula voraneilt, so kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, dass jene Impression das Resultat des präponderirenden Wachsthums des Staubgefäßes sei, und dass in diesem im Verein mit dem engen Anschluss der Deckspelze überhaupt der Grund für die schwächere Ausbildung oder gänzliche Unterdrückung der Mittelpartie der Lodicula bei der großen Mehrzahl der Gräser zu suchen sei. Warum gerade bei Melica diese hypothetische Hemmung wegfällt, bleibt dabei unerklärt; soviel aber ist klar, dass man bei dieser Gattung nicht von zwei verwachsenen Lodiculis sprechen kann, sondern dass wir hier diejenige Form der vorderen Lodiculae vor uns haben, welche sich frei von allen secundären Einflüssen aus der normalen Weiterentwicklung der ursprünglich einheitlichen Anlage ergeben muss, so dass die vordere Lodicula von Melica als typisch ausgebildet zu betrachten ist.

Die Entwicklung der hinteren Lodiculae habe ich an Lasiagrostis splendens studirt. Sie erscheint deutlich etwas später als die vordere. Ihr erstes Auftreten habe ich abweichend von Payer's Darstellung nicht in Form eines rundlichen Höckers beobachtet, sondern in der eines ganz niedrigen, dafür aber ziemlich breiten, fast sichelförmigen Wulstes, der gleich anfangs nahezu den Raum zwischen den beiden hinteren Staubgefäßanlagen einnimmt. Im Gegensatze zur vorderen Lodicula wächst die hintere gerade in der Mittelpartie am stärksten, wird zunächst zu einem rundlich-conischen Höcker und endlich zu einem lanzettlichen Blättchen. Es ist mir niemals gelungen, eine Anlage der hinteren Lodicula bei jenen Gräsern aufzufinden, welchen sie im entwickelten Zustande fehlt, so oft ich auch darnach suchte.

Im Anschlusse an die soeben beschriebene Art des Auftretens der Lodiculae will ich einen Seitenblick werfen auf die Entwicklung der Vorspelze. Dieselbe ist bereits von Payer ausführlich beschrieben worden. Nach seiner Darstellung sieht man auf der der Axe zugekehrten Seite der Blütenanlage zuerst zwei getrennte Wülste (bourrelets) erscheinen, welche indem sie wachsen, sich auf der Hinterseite der Anlage einander nähern, bis sie verwachsen und eine zweizähnige Schuppe darstellen. Demnach wäre die Vorspelze nicht ein ursprünglich einfaches Gebilde, sondern aus 2 Blattanlagen hervorgegangen. Allein schon Wigand hat hierin Payer widersprochen, und ich kann nach meinen zahlreichen Beobachtungen mich ihm nur vollkommen anschließen. Die Vorspelze tritt gleich in Form eines einzigen geschlossenen Wulstes in Erscheinung (Fig. 13), dessen Mittelpartie allerdings äußerst flach und von der Seite betrachtet sehr schwer wahrnehmbar ist, sich aber durch Aufrichten des Präparates und entsprechende Beleuchtung immer sichtbar machen lässt; die Seitenpartieen sind gleich anfangs viel dicker und stärker vorgewölbt, so dass sie bei oberflächlicher Betrachtung wohl als getrennte Wülste erscheinen mögen. Dass die Mittelpartie so wenig sich entwickeln kann, liegt hier

wohl offenbar in der Hemmung, welche die eng anliegende Blütenaxe ausübt, während die Schenkel sich frei entwickeln können.

Vergleicht man nun den eben beschriebenen Vorgang mit dem zuerst dargestellten der Entwicklung der vorderen Lodiculae, so springt die Analogie sofort in die Augen, und die Annahme, dass das Zurückbleiben der Mittelpartie der Lodicula in einer gleich anfangs wirksamen Hemmung seinen Grund habe, findet eine neue Stütze. Die Analogieen gehen aber noch weiter. Nicht allein ist die Vorspelze bei der großen Mehrzahl der Gräser in ihren Seitentheilen stärker entwickelt als in ihrer Mitte und daher mehr oder weniger tief zweizähnig bis spaltig, sondern es giebt auch eine Gattung (Diachyrium Griseb.) mit vollkommen getrennten Hälften der Vorspelze. Andererseits findet aber auch die ungetheilte vordere Lodicula von Melica ihr Analogon in der ungetheilten, von einem Mittelnerv durchzogenen Vorspelze der Zwitterblüte von Hierochloa, der Blüten von Oryza, Cinna.

B. Längen-, Breiten- und Dickenwachsthum der Lodiculae[1].

Das Längenwachsthum der jugendlichen Lodiculae geht anfangs sehr langsam von statten. Sie verbleiben lange in der Form niedriger, stumpfer Höcker, selbst wenn die Staubgefäße schon völlig ausgebildet sind. Erst kurz vor dem Aufblühen erlangen sie ihre definitive Länge. Bei den Paniceen, Andropogoneen, Arundinaceen und Chlorideen bleiben sie überhaupt kurz und stumpf, werden dafür aber meist um so breiter, bei den Avenaceen, Festucaceen und Hordeaceen nehmen sie schließlich meist eine langgestreckte Gestalt an und überragen nicht selten beträchtlich das Ovarium.

Das Wachsthum in die Breite macht sich nicht nur dadurch geltend, dass die Lodiculae nach rückwärts an Umfang der Insertion gewinnen, sich meist zwischen die Ränder der Vorspelze und die Staubgefäße nach einwärts vorschieben, sondern sie dehnen sich häufig auch noch über ihre Insertion nach rückwärts beträchtlich aus, so dass sie bei manchen Gattungen (Molinia, Sorghum, Eleusine, Phragmites), fast um das ganze Ovarium herumreichen. In diesen Fällen ist jedoch leicht zu beobachten, dass die Lodiculae nur etwa in der guten Hälfte ihrer Breitenausdehnung der Blütenaxe aufsitzen, der Rest ist ein frei nach rückwärts ragender Flügel. (Vergl. z. B. Fig. 23, Molinia caerulea).

Das Breitenwachsthum der Lodiculae hat ferner zur Folge, dass sie auf der Vorderseite in der Mitte zusammenstoßen und sich daselbst mit flachen Rändern aneinanderlegen.

Von größerem Interesse sind die Erscheinungen, welche das Dicken-

---

1) Im Folgenden sind unter »Lodiculae« immer die vorderen Lodiculae, oder besser gesagt, die beiden Hälften der vorderen Lodicula verstanden, ich behalte der Bequemlichkeit des Ausdrucks wegen die bisherige Bezeichnungsweise bei.

wachsthum der Lodiculae hervorruft. Ich habe bereits anderwärts (Botanische Zeitung 1880, p. 333) nachgewiesen, dass die Lodiculae der meisten Gräser zur Zeit des Aufblühens entweder in ihrer ganzen Ausdehnung stark angeschwollen sind (Paniceae, Andropogoneae, Arundinaceae, s. z. B. Fig. 20 von Molinia caerulea [1]) oder nur an ihrer Basis eine kuglige oder zwiebelförmige Anschwellung zeigen (Avenaceae, Festucaceae (Fig. 18), Triticeae). Diese Anschwellung, welche unmittelbar vor dem Aufblühen durch Wasseraufnahme rasch wächst, bewirkt durch ihren Druck das Auseinandertreten der beiden Blütenspelzen. Gräser, welche ihre Blüten gar nicht oder nur wenig öffnen, haben gar keine oder rudimentäre Lodiculae. Die genannte Anschwellung wird nun vor der Blütezeit durch entsprechendes Dickenwachsthum bereits vorbereitet, und hiebei führt das Aufeinanderwirken von Vorspelze und Lodiculae nicht selten zu eigenthümlichen Gestaltverhältnissen. Bei den Andropogoneen und Arundinaceen ist von einer solchen Einwirkung wenig oder nichts bemerkbar; die Lodiculae verdicken sich hier überall gleichmäßig und drängen die vorderen Ränder der Vorspelze vor sich her, wobei sich letztere den ersteren flach anlegen oder nur wenig eindringen. Anders bei den Festucaceen und Triticeen. Hier gewinnen die vorderen Ränder der Vorspelze bei Zeiten eine feste Beschaffenheit und legen sich derart eng an die Blütentheile an, dass der zwischen ihnen und dem Ovarium eingekeilte Theil (*h*, Fig. 15) der Lodiculae in seinem Dickenwachsthum gehindert ist und daher dünn bleibt, während der von der Einwirkung der Lodiculae freie Theil lebhaft (an seiner Basis) sich verdickt, gleichsam nach vorn vorquillt und dabei sogar außerhalb der Vorspelzenränder sich seitlich ausbreitet. Die Figuren 14 u. 15, welche Querschnitte durch den unteren Theil der Blüten von Triticum durum Dsf. darstellen (Fig. 14 ein jugendliches, Fig. 15 das Stadium unmittelbar vor dem Aufblühen) werden dieses Verhalten illustriren. Betrachtet man an einer ausgebildeten Blüte die Lodiculae von der Seite (Fig. 16), so wird dieses Übergreifen derselben über die Vorspelzenränder sehr deutlich. Die letzteren erzeugen in der Lodicula eine tiefe Furche, in welche sie selbst so eng eingekeilt sind, dass man in der Regel Vorspelze und Lodiculae zusammen von der Axe ablösen kann, und der Eindruck entsteht, als seien die Lodiculae den Vorspelzenrändern angewachsen, oder hingen wie Stipulae an denselben [2]). Durch die beschriebene Furche wird die Lodicula zugleich in einen vorderen und hinteren Abschnitt von ungleichartiger Beschaffenheit zerlegt.

1) Molinia ist nicht, wie noch in den meisten Florenwerken nach Koch's Vorgang geschieht, zu den Festucaceen zu stellen, sondern ist eine echte Arundinacee, was auch schon Doell (Fl. d. Großh. Baden) zum Ausdruck gebracht hat.

2) Wigand, der diese Einklemmung für eine wirkliche Verwachsung angesehen zu haben scheint und für einen Beweis seiner Stipular-Theorie hielt, hat davon eine sehr ungenaue und rohe Abbildung (von Secala cereale) gegeben (Tab. V, Fig. 6).

(Fig. 17 *v*, *h*), welches Verhältniss in seinen Folgen im nächsten Abschnitt 2 weiter zu würdigen sein wird.

C. Ausgliederung der Lodiculae. Bei einer großen Zahl von Gräsern der verschiedensten Tribus wachsen die Lodiculae in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig weiter und stellen dann zur Blütezeit ungegliederte, »ganzrandige« oder nur sanft ausgerandete Schüppchen dar. So bei Stipa, Bromus, Secale, Triticum, Hierochloa, Setaria, Phragmites etc. Bei vielen Gattungen aber finden wir bekanntlich die Lodiculae verschiedenartig gelappt und gespalten, bald blos rückwärts mit einem Zahne versehen, bald in mehrere Zipfel getheilt. Ich würde diesen Ausgliederungen, die ja an den Perigon- und Deckblättern der verschiedensten Phanerogamen vorkommen, keine eingehendere Betrachtung widmen, wenn nicht Schenck und Doell, wie wir in der Einleitung sahen, darin die Anzeichen einer Zusammensetzung der Lodiculae aus zweierlei Elementen (zwei Perigonkreisen nach Schenck, Stipular- und Perigonialgebilden nach Doell) gesucht hätten. Daraus erwuchs für mich die Anregung, die Entwicklungsgeschichte jener Ausgliederungen zu studiren. Ich habe aber darin nichts gefunden, wodurch sich die Entstehung dieser Zähne oder Lappen von der ähnlicher Bildungen an den Rändern der Laub-, Deck- und Perigonblätter unterschiede. Der Anlage nach sind die Lodiculae, wie oben gezeigt wurde, durchaus einfach; nachdem aus der einfachen Anlage durch bevorzugtes Wachsthum der Seitentheile die »beiden Lodiculae« sich zu bilden begonnen haben, fahren diese noch geraume Zeit hindurch zu wachsen fort, ohne eine Spur einer Gliederung erkennen zu lassen. Der Zeitpunkt, in welchem diese ihren Anfang nimmt, ist je nach der Species verschieden und hängt mit der Tiefe der im ausgebildeten Zustande vorkommenden Einschnitte zusammen, sie beginnt früher an tiefer, später an seichter gespaltenen Lodiculis. Bei Dactylis glomerata waren die Lodiculae 0,16 mm. hoch, als sich die ersten Anfänge der Gliederung bemerkbar machten; die Deckspelze maß hiebei schon 3 mm.! Bei Festuca gigantea, bei welcher der rückwärtige Zahn der Lodiculae durch einen sehr tiefgehenden Einschnitt abgesondert ist, ließ sich dessen Bildung viel weiter zurückverfolgen; sie begann als die Lodiculae 0,08 mm. maaßen, während die bereits in ihren Fächern wohl ausgebildeten Antheren 0,27 mm. Länge zeigten. Bei Koeleria cristata hingegen begann die Gliederung erst bei einer Länge der Lodiculae von 0,2 mm. etc. Der Vorgang selbst wird durch das Auftreten eines zweiten, weiter rückwärts gelegenen Vegetationspunktes eingeleitet, d. h. einer oberflächlich gelegenen Zellgruppe, deren Theilungen nicht mehr parallel zu den im vorderen Theil der Lodicula stattfindenden erfolgen, sowie durch das Aufhören der Zelltheilungen in der zwischen den beiden fortwachsenden Zellgruppen gelegenen Mittelpartie des Randes. Sehr bald wölbt sich infolge dessen der hintere Theil der Lodiculae etwas vor, und dieser Vorsprung erlangt weiterhin

seine endgültige Gestalt als stumpfer Lappen oder spitzer Zahn etc. Nicht selten wiederholt sich dieser Vorgang an dem vorderen oder hinteren Abschnitte und es entstehen dreizähnige Lodiculae wie die von Trisetum flavescens, Koeleria cristata, Sesleria caerulea, doch ist dieser Charakter nicht ganz constant und findet sich auch an normal zweizähnigen Lodiculis, z. B. denen von Festuca arundinacea zuweilen vor. In der Folge wächst übrigens auch der ganze untere Theil (unterhalb des Einschnittes) noch weiter, wie denn überhaupt die Zellen der Lodiculae stets ihre zarte Beschaffenheit, protoplasmatischen Inhalt und demnach Theilungsfähigkeit beibehalten; nur im Einschnitte selbst bleibt das Wachsthum stehen. Die Entwicklungsgeschichte widerspricht also der Annahme, dass die Zähne oder Lappen der Lodiculae ungleichwerthig seien, ganz entschieden. Würden dieselben zu zwei verschiedenen Perigon-Cyclen gehören, so müssten allen Analogieen nach (siehe z. B. Asparagus in Payer's Organogénie) die beiden Spitzen zuerst erscheinen und das Basalstück später intercalar hervorgeschoben werden; noch deutlicher müsste sich die Verschiedenheit in der Anlage aussprechen, wenn Doell's Ansicht die richtige wäre; allerdings fehlt es mir für diese Behauptung an Analogieen aus verwandten Familien, vielleicht giebt es deren überhaupt nicht. Auch müsste wohl in beiden Fällen der hintere der beiden Lappen wenigstens bei seinem ersten Sichtbarwerden etwas mehr gegen das Centrum der Blüte hin hervortreten als der vordere, während ich ganz bestimmt beobachtete, dass er, von oben gesehen genau in der Verlängerung des letzteren, mit dem er ja schon durch ein gemeinsames Fußstück von Anfang an verbunden ist, auftritt. Was die »höhere Insertion« des hinteren Abschnittes der Lodicula betrifft, welche Dr. Schenck zu Gunsten seiner Theorie anführt, so soll sie im folgenden Kapitel ihre Erklärung finden; in der Anlage ist davon nichts wahrzunehmen.

2. Vergleichende Betrachtung der Lodiculae verschiedener Gräser im fertigen Zustande.

Wie wir gesehen haben, führt das Studium der Entwicklungsgeschichte der Lodiculae zu einer von der gebräuchlichen Roeper-Brown'schen durchaus verschiedenen Auffassung derselben; es bietet ferner wenig Anhaltspunkte für die Beurtheilung der von Dr. Schenck und Doell aufgestellten Ansichten, denn diese Forscher haben ihre Theorieen aus dem Vergleich fertiger Zustände abstrahirt. Wir wollen ihnen nunmehr auf dieses Gebiet folgen und untersuchen, in wie weit sie den Thatsachen entsprechen.

Zunächst sei nochmals betont, dass die beiden vorderen Lodiculae nicht bloß in allen Fällen auf der Vorderseite einander so weit genähert sind, dass sie mit ihren Rändern zusammenstoßen, sondern dass bei fast allen

Gräsern der basale Zusammenhang, oft freilich in geringem Grade, sich nachweisen lässt. Die verschiedenen Grade dieser »Verwachsung« von den scheinbar freien Schüppchen bei Triticum, durch die schon deutlich verwachsenen von Festuca gigantea, die bis zur Hälfte verschmolzenen von Urachne stipoides Trin. et Rupr. bis zu der vollkommen einheitlichen Lodicula von Melica findet man in sorgfältig gearbeiteten beschreibenden Werken (z. B. Doell's Gramineae brasilienses) erwähnt und theilweise zur Charakteristik der Gattungen benützt [1]).

Wenden wir uns nun zu jenen Thatsachen, auf welche Dr. Schenck seine Ansicht von der zwiefachen Natur der Lodiculae gestützt hat. Das beste Object, um über dieselben in's Klare zu kommen, scheint mir wieder Festuca gigantea zu sein. Bei keinem mir bekannten Grase, auch nicht bei der später zu besprechenden Molinia, zeigen die hinteren Segmente der Lodiculae (die »oberen Lodiculae« Schenck's), die hier in Form länglich-dreieckiger Zähne auftreten, einen so hohen Grad von Selbstständigkeit wie bei dieser Art. Dies zeigt sowohl die seitliche (Fig. 17) als namentlich die Ansicht von der Innenseite (Fig. 18). Auf letzterer erscheinen die beiden Zähne *aa* als nahezu selbstständige Blättchen, welche nur längs der Linie xx_1 mit dem Haupttheile verwachsen sind. Bei *f* verläuft eine tiefe Furche, welche bis zur punktirten Linie xx_1 eindringt. Die Linie x_1x_2, längs welcher die hinteren Zähne inserirt zu sein scheinen, liegt merklich höher als die Basis des vorderen Theiles der Lodiculae, was Dr. Schenck besonders betont. Alle diese Erscheinungen lassen sich nun leicht und ungezwungen deuten, wenn man die Entwicklungsgeschichte dieser Lodiculae verfolgt hat. Die Furche *f* entsteht durch das Eindringen der Vorspelzenränder in die Lodiculae, besser gesagt durch das Umwachsen der ersteren durch letztere; die Zähne *a*, *a* liegen innerhalb der Vorspelze eingeklemmt, sind daher dünn geblieben, während der übrige Theil sich nach außen vorgewölbt hat. Nun liegt ferner der Einschnitt zwischen dem Haupttheile und dem Zahne gerade in der Furche, und dieses Zusammentreffen verleiht dem letzteren einen noch höheren Grad von Selbstständigkeit. Ein Querschnitt durch den unteren Theil der Lodiculae ergiebt ein Bild, welches von dem in Fig. 15 (Triticum) dargestellten nur dadurch abweicht, dass die Vorspelzenränder hier dicker und derber, der nach innen fallende Theil der Lodiculae schmäler ist. Was nun aber die höhere Insertion der hinteren Zähne betrifft, so ist es ganz begreiflich, dass ein an seiner Basis so dickes, fleischiges Blattgebilde wie die Lodicula von Festuca gigantea nicht an einer sehr schmalen Zone der Blütenaxe inserirt sein kann; die Lodicula zieht sich vielmehr in ähnlicher Weise

1) Sehr sorgfältig sind diese Verhältnisse von Kunth in seinen mustergültigen Tafeln zur Agrostographia dargestellt worden, man vergleiche insbesondere die Figuren von Beckmannia, Milium, Thrasya, Stipa, Airopsis, Avena sativa, Elymus etc.

an der Axe hinauf (oder, wenn man will, läuft an derselben herab), wie es bekanntlich die Deckspelze an ihrer Basis thut, wodurch sie den sogenannten »Callus« der Diagnosen erzeugt. Fig. 19 macht die Insertion der Lodicula an einem Längsschnitte deutlich. Es leuchtet ein, dass eine parallel zur Innenseite eindringende Furche jedesmal die Lodicula in einen vorderen, tiefer inserirten und einen hinteren, höher inserirten Abschnitt zerlegen muss, auch wenn diese Furche das bloße Resultat secundärer mechanischer Einwirkungen und Wachsthumsvorgänge ist. Somit beweist diese höhere Insertion nichts für eine verschiedenartige Herkunft der oberen oder hinteren Abschnitte, wie sie Dr. Schenck annimmt. Nebenbei sei bemerkt, dass die Lodiculae von vorn gesehen noch tiefer inserirt erscheinen, als sie es wirklich sind, weil sich ihr vorderer Theil auch nach abwärts vorwölbt (s. bes. Fig. 22). Dass der vordere Abschnitt der Lodiculae in Bezug auf weitere Gliederung, sowie auf Entwicklung von Haargebilden sich von den hinteren verschieden verhalten kann, was übrigens selten vorkommt, scheint mir kein Grund für die verschiedenartige Herkunft derselben zu sein, wofür es Dr. Schenck (bei Sesleria) und besonders Doell bei Gelegenheit der Festuca ampliflora Doell Fl. brasil. betrachten. Derlei Verschiedenheiten sind an gegliederten Blättern nicht sehr selten. Übergehen wir nun zu Molinia caerulea Moench, demjenigen Grase, an welchem Dr. Schenck zuerst seine Beobachtungen gemacht hat. Von vorn betrachtet (Fig. 20) zeigt die Blüte von Molinia zunächst zwei sehr stark angeschwollene, nach vorn und unten stark vorspringende, fein papillöse Lodiculae, hinter welchen zu beiden Seiten des Ovariums noch zwei kleine Erhebungen sichtbar werden. Betrachtet man nach Entfernung der Vorspelze die Lodicula von der Seite (Fig. 22), so erkennt man, dass diese beiden Erhebungen hintere Lappen der Lodiculae sind, welche durch einen tieferen oder seichteren Einschnitt vom Haupttheile gesondert sind, und dass von diesem Einschnitte auf der Außenseite eine seichtere, auf der Innenseite (Fig. 23) eine tiefere Impression bis zum Grunde herab verläuft, so dass die Lodicula an dieser Stelle viel dünner ist als sonst wo. Während des Wegpräparirens der Vorspelze überzeugt man sich, dass die äußere Impression durch das feste Anliegen der Vorspelzenränder entstanden ist, während in die innere genau der untere Theil des Ovariums, das sich nach abwärts verschmälert, hineinpasst (Fig. 24). Dasselbe musste durch seine Seiten gleichfalls dem Dickenwachsthum der Lodiculae an jener Stelle ein Hinderniss geboten und so die innere Impression bewirkt haben. Die Insertion der Lodiculae ($x x_1$) umfasst bei diesem Grase sowohl einen größeren Theil des Umfanges als auch eine breitere Zone der Blütenaxe als bei Festuca, wesshalb auch von innen betrachtet (Fig. 21) die hinteren Lappen viel höher inserirt erscheinen und überhaupt zwei anscheinend selbstständige Schüppchen vortäuschen. Ich habe bei Molinia die Entwicklungsgeschichte besonders

genau verfolgt und gefunden, dass die Einbuchtung zwischen vorderer und hinterer Hälfte der Lodicula erst spät ihren Anfang nimmt (bei 0,35 mm. Breite derselben) und anfangs sehr flach ist. Der hintere Rand springt im Beginn sehr wenig über die Insertion nach rückwärts vor; der ganze hintere Lappen ist verhältnissmäßig sehr späten Ursprungs. — Bei allen von mir untersuchten Präparaten der Lodiculae von Molinia (und ich habe deren mehr als hundert von Exemplaren der verschiedensten Standorte und Länder gemacht!) reichte der Einschnitt zwischen vorderen und hinteren Lappen nicht einmal bis zur Mitte, gewöhnlich war er viel seichter. Hingegen schrieb mir Herr Dr. Schenck: »Der glückliche Zufall wollte es, dass ich die oberen Blättchen zuerst bei einem Grase bemerkte, bei welchem sie sehr viel höher inserirt sind als die unteren, und noch dazu bei einem Exemplare, dessen sämmtliche Blüten vollständig getrennte obere Blättchen enthielten. Bei Präparation der Blüte bot sich mir das Bild . . . . . (entsprechend meiner Fig. 20) dar; die beiden hinter der Lodicula zu den Seiten des Fruchtknotens befindlichen Organe waren mir unbekannt; ich entfernte daher die linke Hälfte der Lodicula und fand (Zeichnung) dass dieses Organ ein vollkommen discretes, den Fruchtknoten von der Seite bedeckendes Blatt war. . . . . Ich untersuchte dann noch viele Exemplare von Molinia von verschiedenen Standorten, fand aber stets die beiden Blättchen, wenn auch nicht immer frei, sondern in verschiedenem Grade mit den unteren Lodiculis verwachsen«. — Ich habe beim Präpariren der Lodiculae dieses Grases bemerkt, dass sie an der Grenze zwischen vorderem und hinterem Lappen wegen der Dünnheit daselbst (s. o.) sehr leicht reissen und zwar um so leichter, je tiefer der Einschnitt des oberen Randes ist; ich erhielt dann künstlich freie, hintere Lodiculae. Ich will damit nicht sagen, dass dieser Umstand einen so scharfsichtigen Beobachter wie Dr. Schenck irre geführt haben könne, obwohl mich der Ausdruck seines Briefes »ich entfernte die linke Hälfte« auf diese Vermuthung bringen konnte; es mag immerhin bisweilen vorkommen, dass der Einschnitt der Lodicula bis auf den Grund geht (wie viele Blattgebilde variiren nicht in dieser Hinsicht!), jedenfalls ist dies eine seltene Ausnahme und würde an sich noch nicht die selbstständige Entstehung des hinteren Abschnittes beweisen.

Was hier von Festuca gigantea und Molinia caerulea gesagt wurde, gilt auch von allen anderen von Dr. Schenck und mir untersuchten Gräsern, deren Lodiculae mehr oder weniger deutlich gesonderte hintere Abschnitte erkennen lassen. Briza media L., Dactylis glomerata L., Cynosurus cristatus L., Koeleria cristata Pers., Poa compressa L. (und andere), Festuca rubra L., arundinacea Schreb., Avena elatior L., verhalten sich sämmtlich ähnlich wie Festuca gigantea Vill., ohne jedoch die Zähne so stark ausgeprägt zu zeigen; Eleusine Coracana Grtn. verhält sich wie Molinia caerulea; Secale,

Brachypodium, Hordeum bulbosum L. verhalten sich wie Triticum (Fig. 17), wo an die Stelle des Zahnes ein mit dem Haupttheile vollkommen zusammenhängender Flügel tritt [1].

Ich wende mich nun zu den Angaben Doell's und zwar zunächst zu dessen Theorie der Entstehung der Lodiculae durch Umschlagen und Lostrennen der Vorspelzenränder. Am klarsten bringt er dieselbe zum Ausdruck in der allgemeinen Charakteristik der Gramineen (Fl. bras. Gram. T. I. p. 3 et in add.): »Spathellae margines ima basi plerumque inflexi et sejuncti vel fatiscentia adjuvante ut ita dicam exsecti squamulas sive lodiculas duas stipulares efficiunt in plerisque Graminibus obvias«. In den Anmerkungen dazu heißt es: »in permultis Panicearum speciebus exempli gratia in Ichnantho breviglumi non raro accidit, ut primo florendi tempore flosculi ☿ squamulas observare liceat quum in eo sunt ut a spathellae marginibus basilaribus sejungantur. Primum earum apex a spathellae basi sejungitur rimula transverso-incurva, procedente tempore membrana sicciore fatiscente deorsum continuata«. Ferner: »Rem ita se habere illis plantis probatur, quarum spathellae margines inflectuntur quidem, sed non sejunguntur, id quod saepe occurrit in Oryzeis et Phalarideis imprimis in Zeae Maydis spiculis femineis atque in Solenachne phalaroide Steud. in qua spathellae margines laterales semper inflexos, sejunctas vero squamulas nunquam vidi«. Ferner macht Doell noch bei Gelegenheit des Panicum Melinis Trin. (Melinis minutiflora P. B.) darauf aufmerksam, dass hier besonders leicht sich das Abtrennen der Lodiculae von den Vorspelzenrändern in allen Stadien beobachten lasse. Ich habe daher an diesem Grase und an Zea Mays ♀ (die anderen von Doell angeführten konnte ich mir nicht verschaffen) nachuntersucht, welche Thatsachen den Angaben Doell's zu Grunde liegen. Was ich fand, waren seichtere oder tiefere Einschnitte des Vorspelzenrandes, wodurch Lappen oder Zähne abgetrennt werden, die aber an ihrer Basis in vollkommen continuirlichem Zusammenhange mit der Spelze stehen und ihrem Gewebe nach durchaus homogen mit derselben sind (Fig. 28). Manchmal waren solcher Zähne an demselben Vorspelzenrande zwei übereinander. Es sind dies Ausgliederungen der Vorspelze, welche durchaus analog sind jenen, die man an der Deckspelze mancher Gräser, z. B. bei Bromus arduennensis Kth., besonders aber an verschiedenen Ichnanthus-Arten findet. Man kann sie, besonders wenn sie an der Basis auftreten und durch einen tiefen Einschnitt abgetrennt sind, immerhin als Stipular-Gebilde der Deck- respective Vorspelze ansehen; dieselben aber für analog mit den Lodiculis zu erklären, oder gar wie Doell thut, solche Abschnitte der Vorspelze geradezu als

[1] Etwas anders bilden sich die Erhöhungen und Vertiefungen auf der Oberseite der großen, flachen Lodiculae von Zea Mays ♂. Sie sind nämlich sozusagen das Negativ der Form der Basis der 3 Antheren, welche im Wachsthum vorauseilen und, solange die Filamente unentwickelt sind, die freie Formentwicklung der Lodiculae hindern.

Lodiculae zu bezeichnen, und mit den eigentlichen Lodiculis zu vermengen, halte ich für ganz willkürlich. Die Lodiculae sind nicht nur, wie wir sahen, in ihrer Anlage, die beträchtlich höher an der Axe auftritt, als die Vorspelze, von letzterer unabhängig, sondern ihr Gewebe unterscheidet sich sehr wesentlich von dem der letzteren und zwar umsomehr, je älter diese wird. Die Zellen der Vorspelze verlieren sehr bald das Protoplasma, verdicken ihre Wandung und verlieren die Fähigkeit, sich weiterhin zu theilen oder durch Wasseraufnahme auszudehnen. Alle diese Fähigkeiten kommen den zartwandigen, protoplasmareichen Zellen der Lodiculae im hohen Grade zu; der Gegensatz ist am stärksten unmittelbar vor und während der Blütezeit, und es ist daher ganz unmöglich, dass sich von den trockenhäutigen Vorspelzenrändern zu dieser Zeit etwas wie eine echte Lodicula ablösen könne. Die Erscheinungen, unter denen sich nach Doell's Beobachtungen die von ihm Lodiculae genannten Zähne der Vorspelze von letzterer abtrennen, sind ihrer ganzen Beschreibung nach (es gelang mir nicht, ähnliches selbst zu beobachten) Folgen der fortschreitenden Austrocknung (»fatiscentia«) und der hierdurch hervorgerufenen Gewebespannungen und Zerrungen. Sie finden daher auch erst während der Blütezeit statt, wo doch die Lodiculae längst schon gebildet sind und ihre endgültige Form erhalten haben. Der Sprung vom Thatsächlichen zu willkürlichen Vorstellungen, den Doell hier gemacht hat, tritt besonders zu Tage, wenn man im 36. Jahresberichte des Mannheimer Vereines p. 24 unmittelbar nach der Beschreibung der Vorspelzenränder von Solenachne (». . . . sind die durchscheinenden Seitenränder der Vorspelze fast ihrer ganzen Länge nach einwärts umgebogen, lösen sich jedoch nur selten und, soweit meine Beobachtungen reichen, nie vollständig von der Vorspelze ab«) liest: »Schlagen sich die Ränder der Vorspelze um, ohne sich bedeutend nach der Seite hin auszudehnen, so entstehen die squamulae collaterales oder squ. anticae, wie wir dieselben z. B. bei Triticum, Secale, Avena und Lolium sehen« etc. Wer hat bei diesen Gattungen dieses Umschlagen wirklich gesehen, wer die Stadien desselben und des Ablösens der Lodiculae beobachtet? In derselben Darstellungsart fährt Doell dann fort, die Entstehung der squamulae externae (s. u.) und laterales zu erklären (s. Einleitung). Ich brauche wohl nach meiner ausführlichen Darlegung der Entstehung der Lodiculae, nach dem Hinweise auf ihre von der Gewebebildung der Vorspelze sehr abweichende Textur, ihre Insertion etc. nicht auf eine nochmalige Widerlegung dieser rein speculativen Theorie einzugehen, muss jedoch einige Worte den Lodiculis externis Doell's widmen, da dieselben auf den ersten Blick in der That eine frappante Abweichung darzustellen scheinen. Sie kommen nach Doell bei den meisten Paniceen vor; ich habe sie speciell an Setaria glauca P. B. studirt. Das Ährchen ist hier, wie bekannt, vom Rücken her zusammengedrückt; die Vorspelze hat die in Fig. 25 dargestellte Form, die sich dadurch aus-

zeichnet, dass ihre Ränder an der Basis sehr wenig nach vorn herumgreifen, während sie schon in 1/4 der Höhe sich begegnen und übereinanderschieben; über die Kielnerven sind sie scharf gefalzt und legen sich daher dem Ovarium enge an. Die Folge davon ist, dass die Lodiculae, obwohl sie ganz in derselben Weise angelegt werden wie bei anderen Gräsern, bei ihrem anfangs sehr langsamen Wachsthum nur im unteren Theile dem Ovarium anliegen, weiter oben aber von den ihnen zuvorkommenden Vorspelzenrändern nach außen gedrängt werden, und daher im fertigen Zustande auf einem Querschnitte durch den oberen Theil derselben (Fig. 26) vollständig außerhalb der Vorspelze erscheinen, während ein Schnitt nahe der Basis (Fig. 27) sofort ihre Insertion innerhalb derselben erkennen lässt und zeigt, dass ein kleiner Theil von ihnen sich sogar innerhalb des Vorspelzenrandes nachweisen lässt. Somit beruht auch diese scheinbar abweichende Bildung auf Form- und Wachsthumsverhältnissen der Vorspelze und ihrer Einwirkung auf die Lodiculae.

Es erübrigt mir noch, eine Angabe Doell's in Betracht zu ziehen des Inhaltes: »Squamulae perigoniales una cum squamulis stipularibus in Bambuseis plurimis, imprimis in Parianae speciebus . . . . observare mihi contigit«. (Gram. brasil. I, p. 3 in adnot.). Auch im 36. Jahresberichte des Mannheimer Vereins heißt es, dass bei den meisten Bambuseen und bei Pariana die Stipular- und Perigonial-Schüppchen getrennt seien, dass daher meist 5 Lodiculae gefunden werden, bei Pariana wurden sogar einmal 7 gefunden. Ich habe in Folge dieser Angaben eine ziemliche Anzahl von Bambuseen, und zwar meist solche mit sehr großen Blüten (Arundinaria macrosperma et spathacea, Bambusa vulgaris, verticillata et spec. indet., Phyllostachys bambusoides, Chusquea Quiba) ferner Pariana campestris auf ihre Lodiculae untersucht und folgendes gefunden. Alle untersuchten Bambuseen haben 3 Lodiculae ganz wie Stipa und Lasiagrostis, nur meist viel größer, deutlicher und nervenreicher. Die Vorspelze greift meist weit nach vorn über, ihr Rand lässt jedoch keine Ausgliederungen wahrnehmen. Es ist mir also vorderhand völlig räthselhaft, was Doell mit seinen 5 Lodiculae meint, vielleicht wird seinerzeit aus dem betreffenden Hefte der Gram. brasil., das die Abbildungen und Beschreibungen der Bambuseen bringen dürfte, darüber Aufklärung zu erlangen sein. Ich bemerke nur noch, dass die beiden Monographen der Bambuseen, Ruprecht und Munro, die doch der Darstellung der Lodiculae in ihren Tafeln eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet haben, nirgends etwas gezeichnet oder beschrieben haben, das sich mit Doell's Angaben vereinbaren ließe. Was Pariana anbelangt, so scheint es mir nach dem sehr spärlichen Materiale, das mir zur Verfügung stand, dass diese Art betreffs der Lodiculae nicht unbedeutend variire; bald fand ich deren zwei vordere, an der Basis verwachsene, bald nur eine einzige, sehr breite, etwas ge-

lappte, bald mehrere, deren Stellung mir nicht völlig klar wurde. Steudel (Synops. I, 113) sagt von Pariana: Squamae 2, ... quandoque in unam coalitae, was mit meinen Beobachtungen übereinstimmt; Kunth (Enum.) giebt in den männlichen Blüten 4, in den weiblichen 3 Lodiculae an. Wie nun diese verschiedenen Beobachtungen und Angaben zu vereinbaren sind, kann ich aus Mangel an genügendem Materiale nicht entscheiden, wundere mich jedoch, dass Doell seinen Befund nicht in der von ihm gelieferten Analyse des Ährchens von Pariana intermedia Doell (Gram. bras. I, Taf. 47) zum Ausdruck gebracht hat; wohl findet sich dort ein schematisches Diagramm mit 5 Lodiculis, aber die Darstellung der natürlichen Objecte lässt deren nur zwei sehen, die anderen muss man als dahinter verborgen annehmen.

3. Zur Anatomie der Lodiculae.

Die Lodiculae haben alle Bestandtheile eines vollkommenen Blattes: Epidermis, Parenchym und Gefäßbündel aufzuweisen. Die Epidermiszellen sind bei Triticum durum Dsf. (an welchem allein ich die Anatomie dieser Gebilde genauer studirte) langgestreckt, parallelepipedisch, auf der Außenseite etwas dickwandiger, sonst wie sämmtliche Parenchymzellen sehr zartwandig; die letzteren sind von zweierlei Form: Von der Basis bis über die Mitte herrschen ziemlich langgestreckte Faserzellen (Breite zu Länge etwa wie 1:8) von polygonalem Querschnitt und schief stehenden Querwänden; weiter gegen die Spitze der Lodicula zu werden sie kürzer, ihre Querwände fast senkrecht, bis sie im obersten Theile des Schüppchens in isodiametrische Polygonalzellen übergehen. Die Existenz zahlreicher, wenngleich häufig unvollkommener Gefäßbündel in den Lodiculis von Triticum durum war mir überraschend; bisher hatte man nur bei den Bambuseen »Nerven« in den Lodiculis beobachtet und abgebildet. Sie fehlen aber wahrscheinlich in den wenigsten dieser Gebilde; bei Triticum durum fand ich stets zwei Reihen derselben, jede zu 4, selten 5 Bündeln (s. Fig. 15), bei Setaria glauca zeigte sich stets nur eine Reihe derselben (Fig. 26, 27). Die vollkommneren dieser Bündel bestanden bei Triticum durum aus Einem centralen Spiralgefäß und 5—6 dasselbe umgebenden Tracheïden; die unvollkommeneren, welche die Mehrzahl bildeten, bestanden aus letzteren allein. Die Tracheïden unterscheiden sich von den benachbarten Parenchymzellen sofort durch ihren 4—5mal kleineren Durchmesser bei wenig geringerer Länge, durch senkrechte Querwände, sowie durch die bedeutendere, wiewohl immer noch geringe Dicke der Wandung, an der sich übrigens keine bestimmte Verdickungsform nachweisen ließ. Verfolgt man diese rudimentären Gefäßbündel nach abwärts, so sieht man, dass sie bei Trit. durum die Verzweigungen zweier größerer, in die Basis jeder Lodicula eintretenden

Gefäßbündel sind. Es war mir nun von besonderer Wichtigkeit, festzustellen, wohin diese zwei Gefäßbündel weiter abwärts verlaufen und ob sie sich an jene der Vorspelze anlegen oder direct in die Axe eintreten. Die Untersuchung einer continuirlichen Reihe von Querschnitten durch jene Region ergab nun das unzweifelhafte Resultat, dass die Gefäßbündel der Lodicula sich direct an jenen starken Bündelstamm anlegen, welcher durch die aus dem Ovarium und den 3 Staubgefäßen herabsteigenden Bündel gebildet wird, und zwar an die Vorderfläche desselben; die (4) Gefäßbündel der Vorspelze (von Triticum durum) legen sich etwas weiter unten gleichfalls an diesen Bündelstamm und zwar an dessen Seitenflächen an. Auch hierin spricht sich also die Selbstständigkeit der Lodiculae gegenüber der Vorspelze aus, denn wären sie oder ein Theil von ihnen Stipulae der Vorspelze, so wäre zu erwarten, dass sich ihre Gefäßbündel ganz oder theilweise an jene der Vorspelze anschließen würden.

4. Zusammenfassung der Resultate und Folgerungen für die Theorie der Grasblüte.

1. Die vorderen Lodiculae sind als die Seitenhälften eines mit der Vorspelze alternirenden Blattes zu betrachten, dessen Mittelstück nur in seltenen Fällen ganz oder theilweise zur Entwicklung gelangt[1]). Dafür spricht die einheitliche Anlage dieser Gebilde in Form eines schwachen, an den Rändern verdickten Wulstes, sowie dessen weitere Entwicklung, dafür ferner die Existenz einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Gräsern, deren vordere Lodicula jenes Mittelstück in verschiedenem Grade, ja selbst (Melica) im Gleichgewichte mit den Seitenhälften ausgebildet zeigt.
2. Die vorderen Lodiculae, der Anlage nach ein einziges, einheitliches Blattgebilde, erfahren in ihrem Wachsthum sehr häufig verschiedene Hemmungen durch das voreilende Wachsthum benachbarter Organe, welche dadurch formbestimmend auf die Lodiculae zurückwirken; sie entwickeln ferner häufig an ihren hinteren Rändern Ausgliederungen in Form von Zähnen und Lappen, welche im Verein mit den vorerwähnten Umständen die Zerlegung der Lodiculae in oft scharf gesonderte, hinter- und übereinanderliegende Abschnitte herbeiführen, wodurch der Anschein einer Zusammensetzung der Lodiculae aus ungleich inserirten Blattgebilden entsteht.
3. Die vorderen Lodiculae sind von der Vorspelze, deren Rändern sie im erwachsenen Zustande zuweilen mechanisch, aber ohne Verwach-

1) Es sei mir gestattet, hier einer Bildungsabweichung zu gedenken, von der mir Herr Dr. Schenck eine Abbildung gütigst mitgetheilt hat, die er aber leider bisher nicht veröffentlicht hat. Sie stellt die Lodiculae von Festuca elatior L. dar, und zeigt nicht bloß die beiden Seitenhälften, sondern auch das Mittelstück in Form eines eilanzettlichen Blättchens entwickelt, wobei die Seitenblättchen das mittlere an Länge überragen.

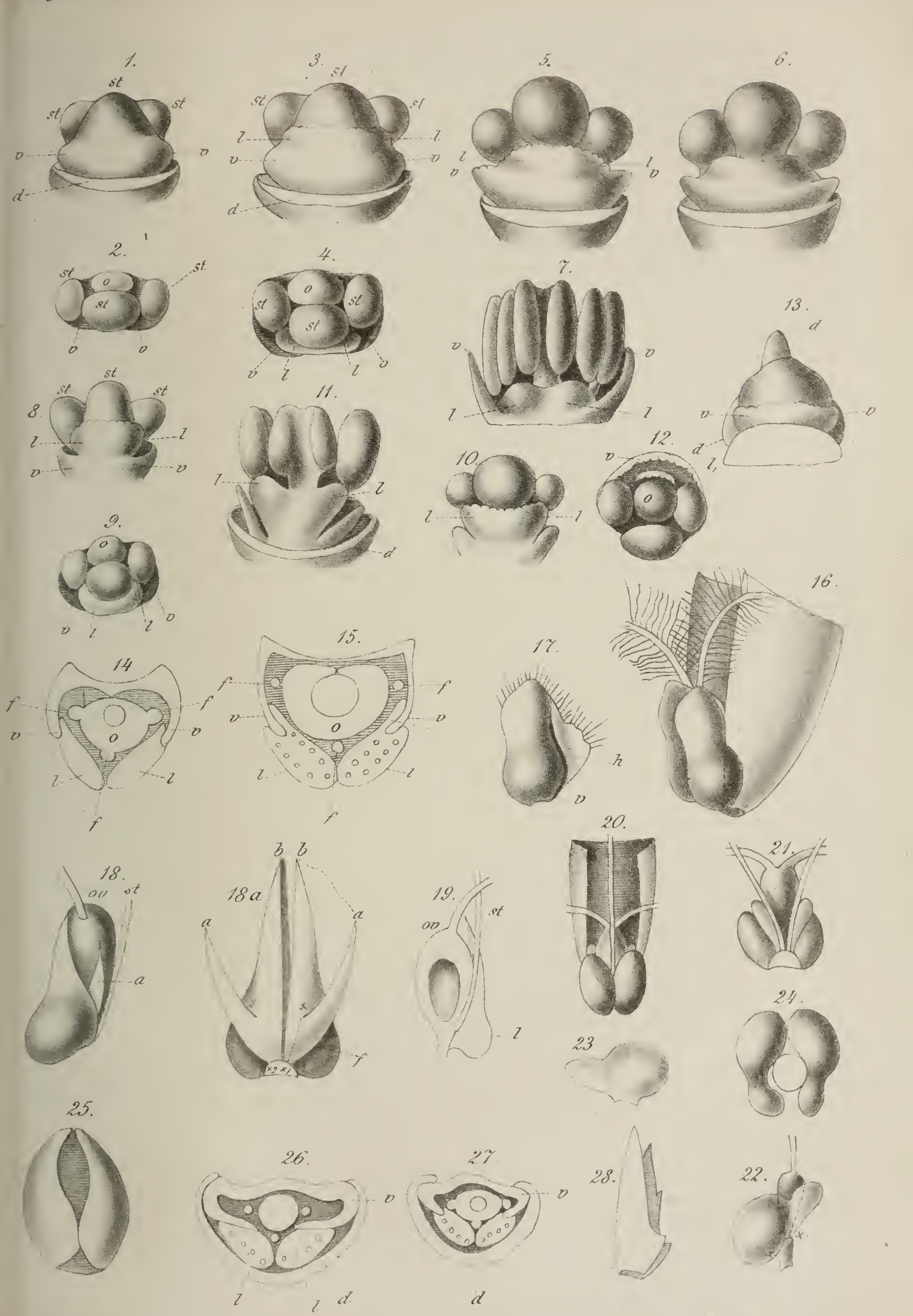
sung anhängen, sowohl in ihrer Anlage als späteren Entwicklung unabhängig, sind jederzeit höher inserirt als die Vorspelze, nnd in ihrer Gewebebildung von ihr weit verschieden; auch vereinigen sich die in den Lodiculis vorhandenen zarten Gefäßbündel nicht mit jenen der Vorspelze, sondern verlaufen gesondert und legen sich selbstständig an die Axe an. Ausgliederungen und Stipularbildungen der Ränder der Vorspelze, welche bisweilen vorkommen, dürfen nicht mit Lodiculis verwechselt werden.

4. Die hintere Lodicula der untersuchten Stipaceen und wahrscheinlich aller Gräser, bei denen sie vorkommt, wird merklich später sichtbar als die vordere, ist wahrscheinlich auch etwas höher an der Axe inserirt. Somit setzen die Lodiculae, wenn sie vollzählig sind, die Distichie der Spelzen fort. Ob man sie nun bereits als Perigonblätter betrachten, oder noch der Hochblattregion zuweisen will, darüber lässt sich in Ermangelung sicherer Kriterien noch discutiren; ich ziehe das letztere vor und finde sie analog den sogenannten »Hüllblättern« vieler Juncaceen (siehe z. B. das Diagramm von Luzula campestris in Eichler's Blütendiagrammen I, p. 144), welche ganz dieselbe Stellung zwischen dem ersten Vorblatte (»Grundblatte«) und den eigentlichen Blütentheilen einnehmen.

Daraus ergiebt sich nun folgende Theorie des Grasährchens:

Blüten perigonlos im Winkel von Deckblättern oder sehr selten terminal, typisch mit 3 median gestellten Vorblättern versehen. Unterstes Vorblatt (palea superior v. spathella) trockenhäutig, meist zweikielig und mehr oder weniger zweizähnig bis zweispaltig, zweites Vorblatt (Lodicula antica) saftig, meist bis nahe an die Basis zweispaltig, seltener seichter eingeschnitten oder selbst ungetheilt. Drittes Vorblatt (Lodicula postica) bei der großen Mehrzahl der Gräser unterdrückt, wenn vorhanden, ist es wenig saftig, schmäler als das zweite, ungetheilt. Erstes Glied des Staubblattcyclus (durch stärkere und frühzeitigere Entwicklung vor den anderen ausgezeichnet) der Lodicula postica gegenüber, die Distichie fortsetzend.

Wie man sieht, nähert sich die hier gegebene Erklärung der Grasblüte wenigstens in Bezug auf die Lodiculae sehr der von Cruse aufgestellten; sie unterscheidet sich von ihr nur durch den Wegfall der hypothetischen Voraussetzung, dass jedes der beiden Lodicularblätter typisch aus einem Hauptblatte und zwei Stipulis bestehen müsse. Andererseits muss zugegeben werden, dass die hier dargelegten Stellungsverhältnisse nicht ohne Ausnahmen dastehen, indem es auch ein Genus giebt, bei dem die distiche Anordnung der Spelzen mit einer spiraligen oder cyclischen vertauscht erscheint, nämlich Streptochaete Nees. (S. Doell im 34. Jahresber. d. Mannh. Ver.)


1.
st
st
st
v
v
d
2.
st
o
st
st
o
o
3.
st
st
st
l
l
v
v
d
4.
o
st
st
st
v
l
l
v
5.
l
v
l
v
6.
7.
v
v
l
l
8.
st
st
st
l
l
v
v
9.
o
v
l
l
o
10.
l
l
11.
l
l
d
12.
v
o
13.
d
v
v
d
l,
14
f
f
v
v
o
l
l
f
15.
f
f
v
v
o
l
l
f
16.
17.
h
v
18.
ov
st
a
18 a
b
b
a
a
f
19.
ov
st
l
20.
21.
23
24.
25.
26.
v
l
l
d.
27.
v
d
28.
22.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—7. Festuca gigantea Vill. Entwicklungsstadien der Blüte mit besonderer Rücksicht auf die Lodiculae. Fig. 2 u. 4 von oben (etwas schief zugleich von vorn) gesehen, die übrigen von der Vorderseite, 1—6 bei 120maliger, 7 bei 80maliger Vergrößerung. In allen Figuren ist *d* der Rest der abgeschnittenen Deckspelze, *v*, *v*, die nach vorn herumgreifenden Vorspelzenränder, *l*—*l* die Anlage der Lodiculae, *st* die der Staubgefäße, *o* des Ovariums. Die Anlage der Lodiculae ist etwas kräftiger contourirt gezeichnet als sie in Wirklichkeit erscheint.

Fig. 8—12. Lasiagrostis splendens Kunth. Bedeutung der Zeichen wie in den vorhergehenden Figuren; l_1 in Fig. 12 ist die Anlage der hinteren Lodicula; Fig. 8, 10, 11 sind von der Vorderseite, 9 schief von vorn und oben, 12 von oben und hinten gesehen. Vergr. überall 120mal.

Fig. 13. Festuca gigantea. Anlage der Vorspelze (*v*, *v*), *d*, *d* Deckspelze. $^{120}/_{1}$.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch die Blüte von Triticum durum Dsf. 14 jüngeres Stadium, 15 kurz vor dem Aufblühen. *v*, *v* Vorspelze. *l*, *l* Lodiculae, *f*, *f*, *f* Staubfäden, *o* Ovarium. Vergr. in Fig. 14 $^{20}/_{1}$, in Fig. 15 $^{15}/_{1}$.

Fig. 16. Triticum durum. Seitenansicht der Lodiculae mit einem Theile der Vorspelze. $^{10}/_{1}$.

Fig. 17. Triticum durum. Einzelne Lodicula frei präparirt von der Seite gesehen. $^{10}/_{1}$. *v* vorderer, *h* hinterer Abschnitt derselben.

Fig. 18. Seitenansicht der Lodiculae von Festuca gigantea; *ov* = Ovarium, *st* = Staubfaden, *a* = hinterer Zahn der Lodicula. $^{20}/_{1}$.

Fig. 18a. Lodiculae derselben Art von innen gesehen. *b*, *b* vordere, *a*, *a* hintere Abschnitte derselben, $x_1\, x_2$ Insertionsfläche, *f* seitliche Furche. $^{20}/_{1}$.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch die Lodiculae und das Ovarium derselben Art. $^{20}/_{1}$.

Fig. 20—24. Molinia caerulea Mnch. Fig. 20: Vorderansicht der Lodiculae mit einem Theil des Ovariums und der Vorspelze. 21 Ansicht von hinten; 22 von der Seite; 23 freipräparirte Lodicula von innen gesehen. x, x_1 Insertionslinie; 24 Lodiculae von oben gesehen. Alle Figuren 15mal vergr.

Fig. 25—27. Setaria glauca P. B. 25 Vorspelze; 26 Querschnitt durch die Blüte im oberen Theile der Lodiculae; 27 ebenso, nahe der Basis derselben. *d* Deckspelze, *v* Vorspelze, *l*, *l* Lodiculae. Vergr. in Fig. 25 $^{10}/_{1}$, in 26 u. 27 $^{20}/_{1}$.

Fig. 28. Vorspelze von Panicum Melinis Trin. $^{15}/_{1}$.
